

Influence de la variabilité climatique sur la phénologie de la forêt de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly

Notahinjanahary Rasamimanana¹, Joelisoa Ratsirarson¹ & Alison F. Richard²

¹ESSA-Forêts, BP 175, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar
E-mail : notahinjanahary@gmail.com, ratsirarson@gmail.com

²Department of Anthropology, 51 Hillhouse Avenue, Yale University, New Haven, Connecticut, 06520, USA
E-mail : alisonfrichard@gmail.com

Résumé

Les données climatiques de la période 1999-2011 de Bezà Mahafaly et 1929-1995 de Betsioky Atsimo ont été analysées afin de montrer la variabilité climatique. Cette variabilité s'exprime par une alternance de déficit et d'excédent pluviométrique et par une tendance vers un refroidissement significatif pendant la dernière décennie. Les suivis phénologiques ont été menés dans les forêts galerie et xérophytique de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly entre 2005 et 2011. L'apparition des feuilles est liée significativement avec l'augmentation des précipitations, couplée avec celle de la température. Le pic de fructification a eu lieu deux fois par an : octobre/janvier pour la forêt galerie et novembre/février pour la forêt xérophytique. Les fruits sont abondants quand la température augmente mais toujours après une saison de précipitation abondante. La variabilité climatique pourrait compromettre la survie des plantes elles même et risquer celle des espèces qui dépendent de ces plantes comme ressources vitales.

Mots clés : Excédent pluviométrique, déficit pluviométrique, feuillaison, floraison, fructification, adaptation, Bezà Mahafaly

Extended Abstract

Climatological data (daily rainfall and maximum/minimum temperature) covering the period from January 1999 to March 2011 for the Bezà Mahafaly region and from 1929 to 1995 for Betsioky Atsimo region were analyzed. During these periods, there were five extreme events: two droughts (1936-1937 and 1991-1992) and flooding in three wet seasons (1953-1954, 2004-2005, and 2010-2011). The rainfall regime was highly variable, but there were no long-

term directional trends in precipitation. In contrast, average temperature over the past decade shows a significant cooling.

Phenological data recorded from January 2005 to March 2011 at Bezà Mahafaly Special Reserve were examined. Patterns of leafing, flowering, and fruiting were documented from 307 individual trees of 26 species from 15 families growing in the gallery forest and xerophytic bush. Data were recorded twice per month along two transects of 1000 m * 10 m each. The appearance of leaves was significantly and positively correlated with precipitation and temperature, but these parameters did not significantly influence flowering. Fruiting peaked twice a year: October/January for the gallery forest and November/February for the xerophytic forest. More trees carried fruit in seasons when temperatures were high but, in the xerophytic forest, the percentage of trees fruiting decreased significantly with heavy rainfall even when temperatures were high. Low annual rainfall decreased production of leaf. This might affect plant survival and could put at risk animals that depend on leaves.

Key words: Excess rainfall, deficit rainfall, leafing, flowering, fruiting, adaptation, Bezà Mahafaly

Introduction

Madagascar est une île très réputée en matière de biodiversité. Elle est remarquable par le taux élevé de diversité et d'endémisme des plantes, des vertébrés et des invertébrés (Gautier & Goodman, 2003 ; Mittermeier *et al.*, 2007). Elle abrite jusqu'à 12 000 espèces de plantes dont la majorité est endémique (Goodman & Benstead, 2005 ; Goodman, 2008). Au Sud-ouest de Madagascar en particulier au sud du fleuve Onilahy, le niveau de micro-endémisme de la flore est probablement la plus élevée de l'île (Goodman & Raselimanana, 2008). Cette zone est dominée par une formation sèche dont le fourré épineux est un des biomes typiques de la région. La forêt de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly, appartenant à la région du Sud-ouest et zone d'intervention de la présente étude, renferme plus de 120 espèces (inventoriées en 2001) de plantes marquées par de nombreuses espèces endémiques (Ratsirarson *et al.*, 2001 ; Ratsirarson, 2003, 2008). Selon la

classification de Cornet (1974), la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly est caractérisée par un climat semi-aride (Ratsirarson *et al.*, 2001 ; Ratsirarson, 2003, 2008). Sous un tel régime climatique les variations climatiques interannuelles se traduisent par de sécheresse sévère ou d'excès d'eau (Paturel *et al.*, 1998 ; Bodian *et al.*, 2011; Delire *et al.*, 2011). Ces variations influent le développement phénologique des espèces végétales (Lebourgeois *et al.*, 2002). Le changement du climat modifie la période de la feuillaison, de la floraison et de la fructification (Menzel *et al.*, 2006 ; Morin *et al.*, 2009 ; Gordo & Sanz, 2010). Le climat, en particulier la température et les précipitations, peut modifier la phénologie des plantes (Menzel, 2002 ; Sorg & Rohner, 2002 ; Lebourgeois & Godfrey, 2006 ; Rasamimanana, 2011).

L'objectif principal de la présente étude est de caractériser la variabilité du climat dans les zones périphériques de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly pour mieux comprendre son influence sur la phénologie des plantes qui s'y trouvent. Les objectifs spécifiques de l'étude consistent à caractériser la variabilité du climat, la phénologie de la forêt de Bezà Mahafaly et la manifestation de la variabilité climatique sur la phénologie de cette forêt.

Matériels et méthodes

Milieu d'étude

L'étude a été menée dans la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly, Région Atsimo Andrefana de Madagascar, à 35 km au Nord-est de Betioky Atsimo (23°38'60" à 23°41'20"S et 44°32'20" à 44°34'20"E) (Figure 1). La Réserve fait partie de la plus vaste forêt dans la région. Elle disposait d'une superficie d'environ 600 ha repartis sur deux parcelles non contiguës distantes de 10 km (Ratsirarson, 2003, 2008). Ces deux parcelles reliées entre elle par une zone forestière constituent actuellement le noyau dur de la Réserve. Suite à l'engagement de Madagascar d'étendre ses Aires Protégées, la Réserve a récemment étendu sa superficie actuelle, de 600 ha à 4 600 ha.

Le suivi phénologique a été conduit dans les deux parcelles dont l'une est une forêt galerie (Parcelle I) dominée par *Tamarindus indica* et *Albizia polyphylla*, et l'autre une forêt xérophytique (Parcelle II) dominée par des espèces à feuilles caduques (ex : *Commiphora* spp.), épineuses (ex : *Alluaudia procera*), microphylles (ex : *Cedrelopsis grevei*), à feuilles en cladodes (ex : *Euphorbia* spp.), crassulescentes (ex : *Kalanchoe* spp.) et avec des

tubercules (ex : *Dioscorea* spp.) (Ratsirarson *et al.* 2001 ; Ratsirarson 2003, 2008). La forêt galerie se trouve le long du banc de la rivière Sakamena qui est un des affluents du fleuve Onilahy.

Collecte des données

Deux sources principales de données climatiques ont été exploitées : les données de la station météorologique de Betioky Atsimo provenant du Service Météorologique Ampandrianomby (Antananarivo) et celles de la station météorologique de Bezà Mahafaly obtenues auprès du Centre de Recherche de Bezà Mahafaly. Les données utilisées concernant Betioky Atsimo sont sur les précipitations allant de 1929-1995 (période pendant laquelle la station météorologique de Betioky Atsimo fonctionnait). Elles sont sur les précipitations mensuelles et le nombre mensuel de jours de pluie. Pour Bezà Mahafaly, les données climatiques sont relatives aux données journalières des températures minimales et maximales ainsi qu'aux précipitations allant de janvier 1999 à mars 2011. L'année « n » correspond à l'année allant du début de mois de juillet de l'année « n » à la fin du mois de juin de l'année « n + 1 ».

Des données phénologiques recueillies par l'Equipe de Suivi à Bezà Mahafaly depuis 2005 ont pu être exploitées pour cette étude. Elles concernent la période de la feuillaison, la floraison et la fructification. Ce Centre a matérialisé, à l'intérieur et à l'extérieur des deux parcelles de la Réserve, 12 séries de plots permanents d'un hectare (1000 x 10 m) numérotés de 1 à 12. Les observations phénologiques ont été réalisées tous les 15 jours dans les plots numéro 3 et 7. Le suivi a été réalisé en utilisant un codage pour chaque stade phénologique de 0 à 3 (Tableau 1). Dans la première parcelle, 129 pieds d'arbres appartenant à 14 espèces et 10 familles ont été suivies. Dans la deuxième parcelle, l'observation phénologique s'est portée sur 178 pieds d'arbres appartenant à 19 espèces et 12 familles (Tableaux 2 et 3).

Le milieu d'étude est caractérisé par deux saisons bien distinctes (Ratsirarson 2008 ; Sussman *et al.*, 2012) : la saison sèche d'avril à octobre et la saison humide de novembre à mars.

Analyses des données

L'étude de la variabilité pluviométrique a été analysée à partir des simples descriptions statistiques des séries pluviométriques (moyennes interannuelles et des

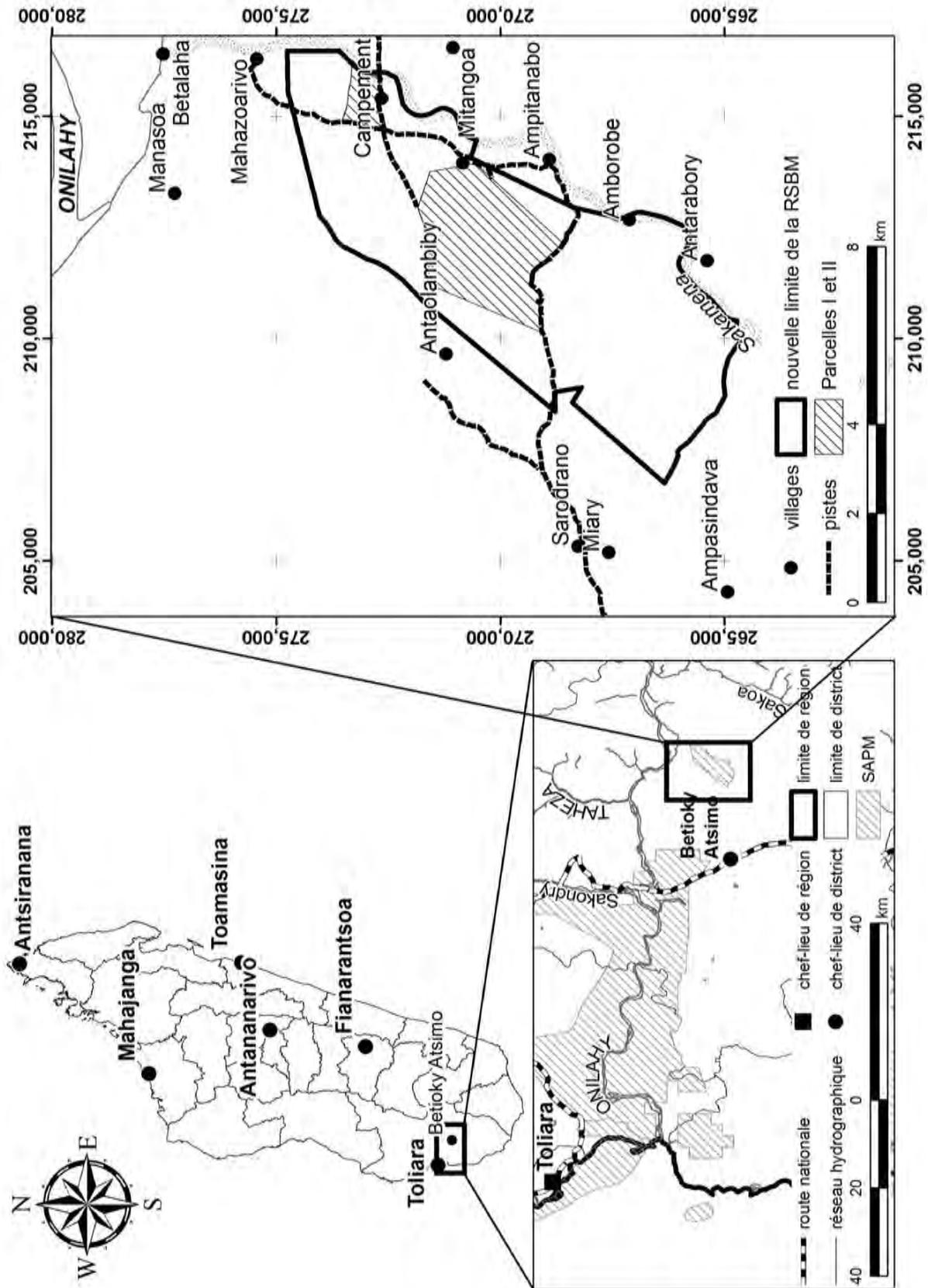


Figure 1. Localisation de la zone d'étude.

Tableau 1. Phénophase, stade et caractéristiques des plantes suivies dans la forêt de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly.

Phénophases	Stade	Caractéristiques
Feuillaison	0	Rameaux nus, sans feuilles.
	1	Boutons foliaires, premières feuilles non encore épanouies.
	2	Feuilles épanouies et abondantes sur rameaux.
	3	Jaunissement et chute des premières feuilles.
Floraison	0	Aucune fleur sur l'arbre.
	1	Bourgeons floraux.
	2	Plein épanouissement et abondance des fleurs.
	3	Fleurs fanant avec chute des pièces florales.
Fructification	0	Aucun fruit sur l'arbre.
	1	Fruit immature.
	2	Maturité et abondance des fruits.
	3	Chute des fruits.

Tableau 2. Espèces suivies dans la forêt galerie (Transect n°3) dans forêt de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly.

Nom scientifique	Famille	Nombre de pieds suivis par espèce
<i>Acacia bellula</i> Drake	Fabaceae	5
<i>Azima tetracantha</i> Lam.	Salvadoraceae	10
<i>Cedrelopsis grevei</i> Baill.	Rutaceae	10
<i>Commiphora aprevalii</i> (Baill.) Guillaumin	Burseraceae	10
<i>Euphorbia tirucalli</i> L.	Euphorbiaceae	9
<i>Grewia franciscana</i> Capuron	Malvaceae	10
<i>Grewia leucophylla</i> Capuron	Malvaceae	10
<i>Grewia grevei</i> Baill.	Malvaceae	10
<i>Quivisianthe papinae</i> Baill.	Meliaceae	10
<i>Rhigozum madagascariens</i> Drake	Bignoniaceae	5
<i>Salvadora angustifolia</i> Turrill	Salvadoraceae	10
<i>Suregada chauvetiae</i> Leandri	Euphorbiaceae	10
<i>Tamarindus indica</i> L.	Fabaceae	10
<i>Terminalia seyrigii</i> (H. Perrier) Capuron	Combretaceae	10

Tableau 3. Espèces suivies dans la forêt xérophytique (Transect n°7) dans forêt de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly.

Nom scientifique	Famille	Nombre de pieds suivis par espèce
<i>Alluaudia procera</i> (Drake) Drake	Didiereaceae	10
<i>Cedrelopsis grevei</i> Baill.	Rutaceae	10
<i>Commiphora aprevalii</i> (Baill.) Guillaumin	Burseraceae	10
<i>Commiphora brevicalyx</i> H. Perrier	Burseraceae	10
<i>Euphorbia tirucalli</i> L.	Euphorbiaceae	10
<i>Euphorbia</i> sp.	Euphorbiaceae	10
<i>Gardenia decaryi</i> Homolle	Rubiaceae	10
<i>Grewia franciscana</i> Capuron	Malvaceae	10
<i>Grewia grevei</i> Baill.	Malvaceae	10
<i>Gyrocarpus americanus</i> Jacq.	Hernandiaceae	10
<i>Mimosa delicatula</i> Baill.	Fabaceae	10
<i>Pachypodium geayi</i> Costantin & Bois	Apocynaceae	3
<i>Pachypodium rutenbergianum</i> Vatke	Apocynaceae	9
<i>Phyllanthus decaryanus</i> Leandri	Phyllanthaceae	10
<i>Rhigozum madagascariens</i> Drake	Bignoniaceae	10
<i>Suregada chauvetiae</i> Leandri	Euphorbiaceae	10
<i>Terminalia fatraea</i> (Poir.) DC.	Combretaceae	10
<i>Terminalia seyrigii</i> (H. Perrier) Capuron	Combretaceae	10
<i>Uncarina grandidieri</i> (Baill.) Stapf	Pedaliaceae	5

écarts-types), du calcul de l'indice pluviométrique, de l'identification des tendances et de la détection de(s) point(s) de rupture de la pluviométrie. Des gammes standard des valeurs des indices de précipitation notées « Standardized Precipitation Index » (SPI) permettent d'apprécier l'ampleur de la sécheresse (ou de l'humidité) pour chacune des années de la série chronologique (Agnew, 2000) (Tableau 4). Les tests de ruptures utilisés sont basés sur la méthode de Pettitt (1979), de Lee & Heghinian (1977) et d'Hubert *et al.* (1989). L'étude de la variabilité de la température a été aussi analysée à partir des simples descriptions statistiques des séries de température (température moyenne : moyenne de la température maximale et celle minimale) et de l'identification des tendances de température.

Tableau 4. Gammes des valeurs des indices « Standardized Precipitation Index » (SPI) et leur signification selon Wu *et al.* (2005) dans forêt de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly.

N° classe	Classe SPI	Interprétation	
1	2 < SPI	Humidité extrême.	Excédent pluviométrique
2	1 < SPI < 2	Humidité forte.	
3	0 < SPI < 1	Humidité modérée.	
4	-1 < SPI < 0	Sécheresse modérée.	Déficit pluviométrique
5	-2 < SPI < -1	Sécheresse forte.	
6	SPI < -2	Sécheresse extrême.	

L'influence de la pluie sur la période de phénophase (feuillaison/floraison/fructification) a été analysée à l'aide d'un test de corrélation de rang Spearman. La corrélation du pourcentage moyen mensuel des individus présentant des feuilles/fleurs/fruits avec le cumul moyen mensuel des précipitations (depuis janvier 2005 au mars 2011) a été testée. Ce type de test a été aussi utilisé pour l'analyse de l'influence de la température moyenne sur la feuillaison/floraison/fructification. L'utilisation de la corrélation par mois ne nous a pas permis d'examiner le temps que met la phénologie à répondre aux variations du climat.

Résultats

Climat

Caractéristiques générales de la pluviométrie

Entre 1929-1995, les précipitations moyennes interannuelles sont de $645,2 \pm 210,96$ mm à Betioky Atsimo. Le nombre annuel de jours de pluie y varie de 25 (1948-1949) à 88 jours (1938-1939). Entre 1999-2010, les précipitations moyennes interannuelles sont de $460,4 \pm 216,87$ mm à Bezà Mahafaly. Le nombre

de jours de pluie y varie de 23 (2009-2010) à 73 jours (2000-2001).

Par rapport à l'évolution de l'indice pluviométrique, la zone d'étude est caractérisée par une alternance d'excédent et de déficit pluviométrique (Figures 2 et 3). Sur la base de la gamme SPI, l'humidité et la sécheresse dans la zone d'étude revêtent un caractère globalement modéré (Figure 4). Néanmoins, un nombre d'années non négligeable a subi de forte humidité/sécheresse et d'humidité/sécheresse extrême (Tableau 4).

Rupture du régime pluviométrique

Selon l'évolution de la valeur des indices, sept ruptures possibles se sont produites entre 1929-1994 et une seule rupture possible est détectée durant la période 1999-2009 (Figures 2 et 3). Une « rupture » peut être définie par un changement dans la loi de probabilité d'une série chronologique à un instant donné le plus souvent inconnu (Lubes-Niel *et al.*, 1998). Les tests de ruptures ont été appliqués pour trancher le nombre de ruptures pluviométriques à retenir. L'application des tests de Pettitt et de Lee & Heghinian, sur la période 1929-1994, a permis de mettre en évidence une seule rupture en 1950 tandis que la segmentation d'Hubert en a détectée trois ruptures : 1950, 1987, 1992. Ces ruptures sont en accord avec l'évolution des indices précédemment observés. Quatre segments dont les moyennes ont été significativement différentes au regard du test de Scheffé, ont pu alors être décelés. Avant 1950, les précipitations moyennes annuelles sont de 575,1 mm. Elles sont passées de 702,8 mm entre 1951 et 1987. Ceci correspond à un excédent de 22%. Après 1987, la tendance a basculé à un déficit de 32% jusqu'en 1992. Entre 1993-1994, les précipitations moyennes ont rehaussé d'un excédent de 72% (Tableau 5). Entre 1999-2009, une seule rupture en 2007 a été détectée grâce aux tests de Lee & Heghinian et d'Hubert. Le test de Pettitt a montré une absence de rupture. Avant 2007, les précipitations moyennes annuelles sont de 508 mm. Elles sont passées de 275,3 mm en 2008 soit un déficit pluviométrique de 46%.

Tendance pluviométrique

Quatre vingt six pourcent des précipitations de Betioky Atsimo et 96% des précipitations de Bezà Mahafaly sont tombées en saison humide. Cela prouve la variabilité intra-annuelle de la tombée des pluies dans la zone d'étude. Les interprétations

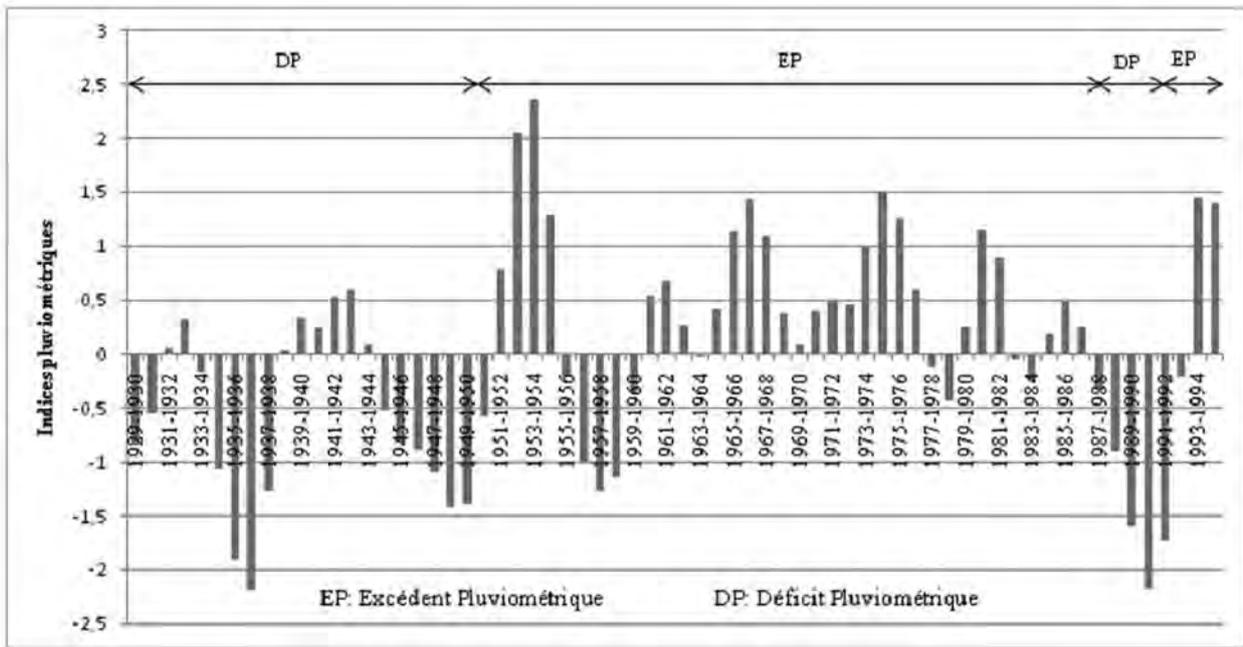


Figure 2. Indice pluviométrique de 1929-1995 à Betioky Atsimo.

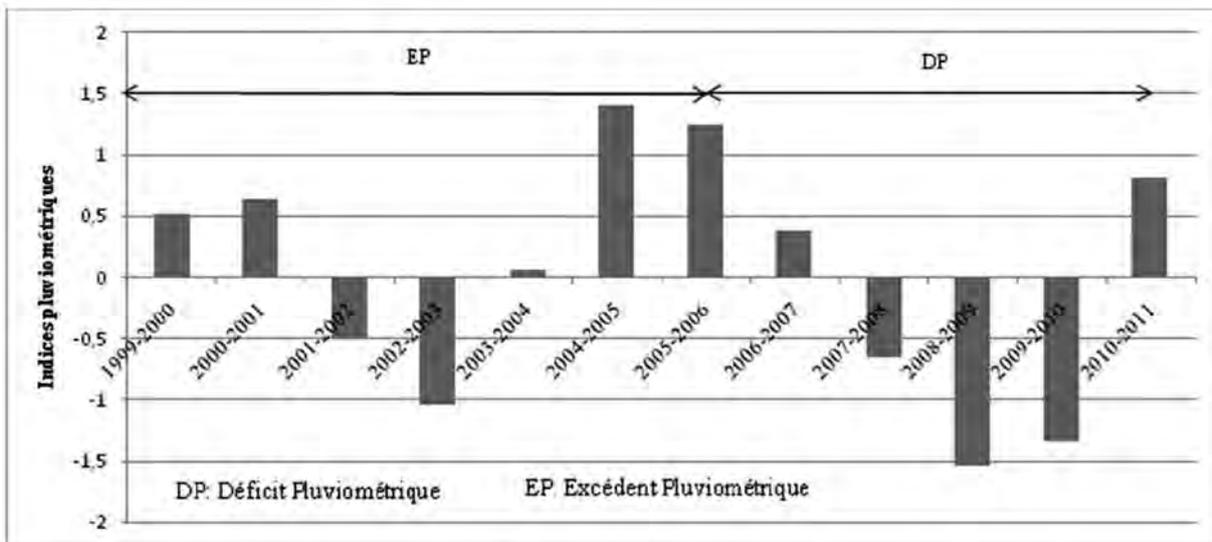


Figure 3. Indice pluviométrique de 1999-2011 à Bezà Mahafaly.

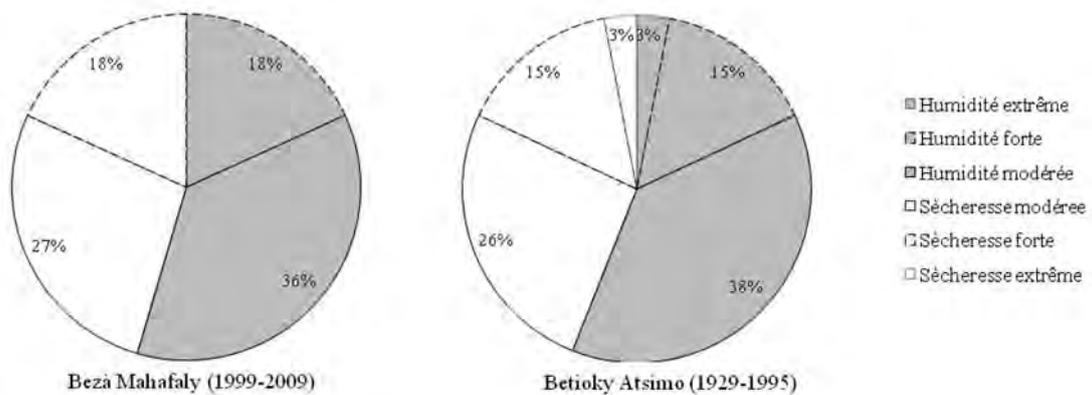


Figure 4. Ampleur de la sécheresse et de l'humidité.

Tableau 5. Résultats des tests de détection de ruptures.

Test	1929-1994		1999-2009	
	Segment	Précipitations moyennes pour chaque segment (mm)	Segment	Précipitations moyennes pour chaque segment (mm)
Test de Pettitt	1929-1950	575,077	-	-
	1951-1994	670,053	-	-
Test de Lee & Heghinian	1929-1950	575,077	1999-2007	508
	1951-1994	670,053	2008-2009	275,3
Test d'Hubert	1929-1950	575,077	1999-2007	508
	1951-1987	702,819	2008-2009	275,3
	1988-1992	479,94	-	-
	1993-1994	827,4	-	-

des indices pluviométriques et des segments de la série pluviométrique mettent en exergue la variabilité interannuelle des précipitations. Les précipitations de la zone d'étude sont variables mais une analyse de leur tendance générale justifiera si elles restent variables ou ont changé dans le temps.

Les totaux des pluies annuelles et des pluies par saison ne présentent pas de tendance significative (1929-1994 : $r = 0,12$; $n = 66$; $P = 0,35 > 0,05$ / 1999-2009 : $r = -0,45$; $n = 11$; $P = 0,17 > 0,05$). Entre 1929-1994, le nombre de jours de pluie ne présente pas de tendance significative au niveau annuel ($r = 0,02$; $n = 66$; $P = 0,85$) et au niveau saisonnier (saison humide : $r = -0,04$; $n = 66$; $P = 0,74$; saison sèche : $r = 0,15$; $n = 66$; $P = 0,24$). Entre 1999-2009, la tendance du nombre annuel de jours de pluie est à la diminution significative ($r_s = -0,68$; $n = 11$; $P = 0,02$). Une tendance à l'augmentation de l'intensité de pluie pourrait être conclue entre 1999 et 2009, vu que la précipitation totale restait stationnaire durant cette période. La tendance du nombre de jours de pluie par saison, de 1999-2009, n'a pas été significative (saison humide : $r_s = -0,50$; $n = 12$; $P = 0,10$; saison sèche : $r_s = 0,33$; $n = 12$; $P = 0,29$).

La série pluviométrique reste inchangée, les déficits pluviométriques durant les périodes sèches sont compensés par les excédents durant les périodes humides. La pluviométrie de Betioky Atsimo et de Bezà Mahafaly présente une variabilité dans le temps. La série du nombre de jours de pluie à Betioky Atsimo reste stationnaire, elle est caractérisée par une grande variabilité. Ainsi, la modification du nombre de jours de pluie durant la dernière décennie à Bezà Mahafaly pourrait s'agir d'une succession de période à tendance croissante de nombre de jours de pluie (avant 1999) et à tendance décroissante (après 1999) soit une variabilité du nombre de jours de pluie. Cela reste une hypothèse puisqu'on ne dispose pas

de données avant 1999 à Bezà Mahafaly. Il pourrait être déduit que les précipitations restent variables, la modification durant la dernière décennie est une tendance vers une variabilité des précipitations.

Evolution de la température

La température moyenne interannuelle de la station de Bezà Mahafaly est de $26,1 \pm 0,39^\circ\text{C}$. La température la plus élevée est toutefois observée en novembre 2006, elle a pu atteindre 49°C . La température la plus basse est enregistrée durant le mois de juin et de juillet de la plupart des années, elle descend jusqu'à 4°C . La moyenne annuelle des températures maximales varie entre $34,1^\circ\text{C}$ et $38,2^\circ\text{C}$ et celle des températures minimales est comprise entre $14,8^\circ\text{C}$ et $18,0^\circ\text{C}$. L'amplitude thermique moyenne annuelle varie de $16,3^\circ\text{C}$ à $23,0^\circ\text{C}$. Elle est d'autant plus remarquable pour la saison sèche que la saison humide. En effet, la valeur de l'amplitude thermique s'élève en saison sèche et diminue en saison humide. La température présente alors une variabilité en un jour et en une saison.

La température moyenne annuelle présente une tendance à la diminution significative ($r_s = -0,85$; $n = 11$; $P = 0,01$) (Figure 5a). La température maximale annuelle décroît significativement ($r_s = -0,70$; $n = 11$; $P = 0,02$) alors que la température minimale annuelle s'accroît ($r_s = 0,65$; $n = 11$; $P = 0,03$) (Figures 5b et 5c), en particulier à partir de 2003. A Bezà Mahafaly, la tendance des températures moyennes diminue durant la dernière décennie or les résultats de Tadross *et al.* (2008) sur plusieurs décennies ont confirmé un grand réchauffement affectant la partie Sud de Madagascar. Ainsi, il pourrait être proposé que la diminution de température à Bezà Mahafaly de 1999 à 2011 s'agisse d'une variabilité décennale donc interannuelle de la température.

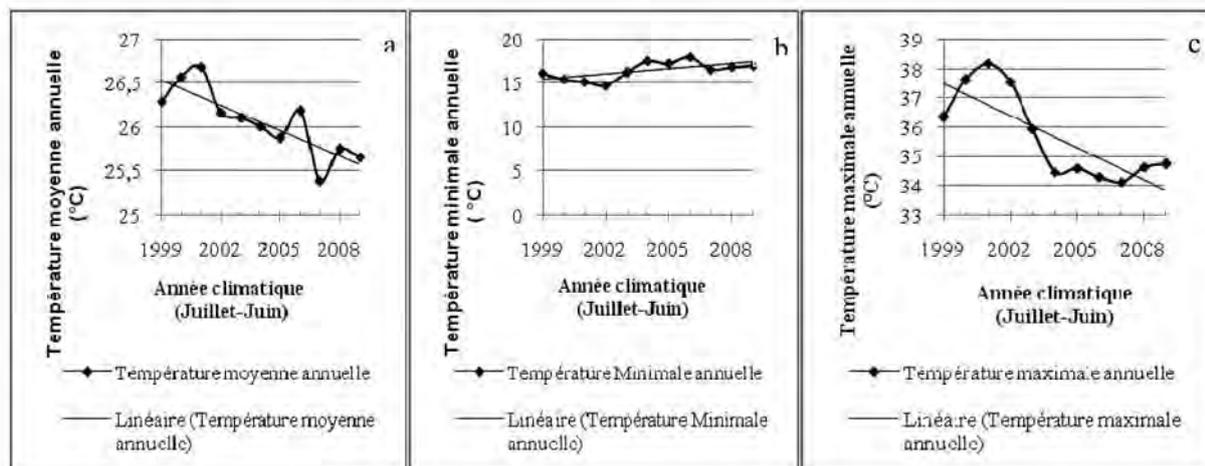


Figure 5. Variation : a) de la température moyenne annuelle, b) de la température minimale annuelle et c) de la température maximale annuelle (1999-2012).

Ainsi, les régions de Betioky Atsimo et de Bezà Mahafaly montrent une variabilité journalière, saisonnière et interannuelle des précipitations et des températures. Les précipitations ne changent pas, elles restent variables. Une modération de la température est constatée pendant la dernière décennie à Bezà Mahafaly.

Phénologie des plantes

Feuillaison

Seuls les stades « bouton foliaire » et « feuille abondante » ont été distingués pour quatre espèces parmi les 14 espèces suivies dans la forêt galerie et pour deux espèces parmi les 19 suivies dans la forêt xérophytique. Ces espèces présentent alors des feuilles toute l'année ; *Salvadora angustifolia*, *Azima tetracantha*, *Euphorbia tirucalli*, *Euphorbia* sp. et *Quivisianthe papinae*. A part ces cinq espèces, toutes les espèces suivies sont à feuilles caduques (Tableaux 6 et 7).

La feuillaison commence en général au début du mois de novembre (01 novembre \pm 12 jours dans la forêt galerie et 06 novembre \pm 8 jours dans la forêt xérophytique) et se termine au début du mois de juillet dans la forêt galerie (03 juillet \pm 22 jours) et environ à la mi-mai dans la forêt xérophytique (19 mai \pm 14 jours). Le cycle de la feuillaison suit le rythme de la saison : tombée des feuilles durant la saison sèche (avril - octobre) et apparition des feuilles durant la saison humide (novembre - mars). Le stade sans feuille est surtout rencontré à la fin de saison sèche (septembre - octobre) ; l'apparition de bouton foliaire marque le début de saison humide (novembre) ; le stade « feuille abondante » caractérise la saison humide (novembre - mars) et

la défeuillaison commence dès le début de la saison sèche (avril) (Figures 7a et 7b).

La durée moyenne de feuillaison de toutes espèces confondues est de 238 jours \pm 26 jours pour la forêt galerie, celle de la défeuillaison est alors de 127 jours \pm 26 jours. *Commiphora aprevalii* présente la plus longue durée de défeuillaison. La plus longue durée de feuillaison revient à *Tamarindus indica*. La variation annuelle de la durée de feuillaison/défeuillaison est faible pour *T. indica*, *Acacia bellula*, *Suregada chauvetiae*, *Cedrelopsis grevei* et *Commiphora aprevalii* (Figure 6a).

Pour la forêt xérophytique, la feuillaison dure en moyenne 191 jours \pm 15 jours et la défeuillaison 174 jours \pm 16 jours. L'espèce à plus longue durée de feuillaison est *Phyllanthus decaryanus* et celle à plus courte durée de feuillaison est *Commiphora brevicalyx*. *Uncarina grandidieri* et *Terminalia fatraea* présentent une grande variabilité interannuelle concernant ces durées (Figure 6b).

Floraison et fructification

La floraison se déroule surtout à la fin de la saison sèche. Toutefois, elle peut se rencontrer toute l'année car la saison de floraison varie suivant l'espèce. Les boutons floraux apparaissent le plus au mois de juillet-août (Figures 7c et 7d). Il faut noter que la floraison n'a pas été observée pour beaucoup d'espèces de la forêt xérophytique. La durée de la floraison de ces espèces pourrait être très courte (inférieure à 15 jours) de telle manière qu'elle n'a pas pu être enregistrée.

Toutes les espèces ne fructifient pas en même temps. Les arbres produisant des fruits sont abondants aux mois d'octobre et janvier pour la forêt

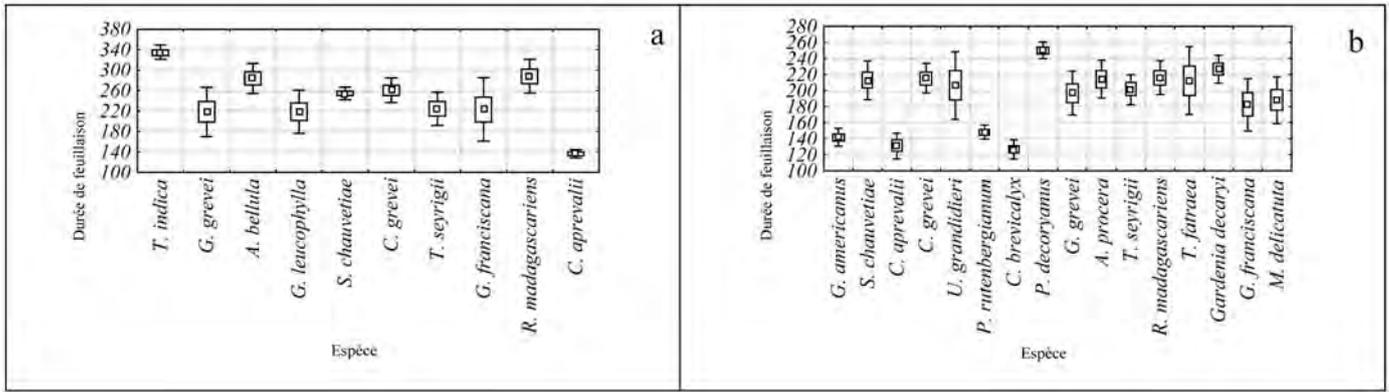


Figure 6. Durée de la feuillaison des espèces suivies a) dans la forêt galerie et b) dans la forêt xérophytique de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly.

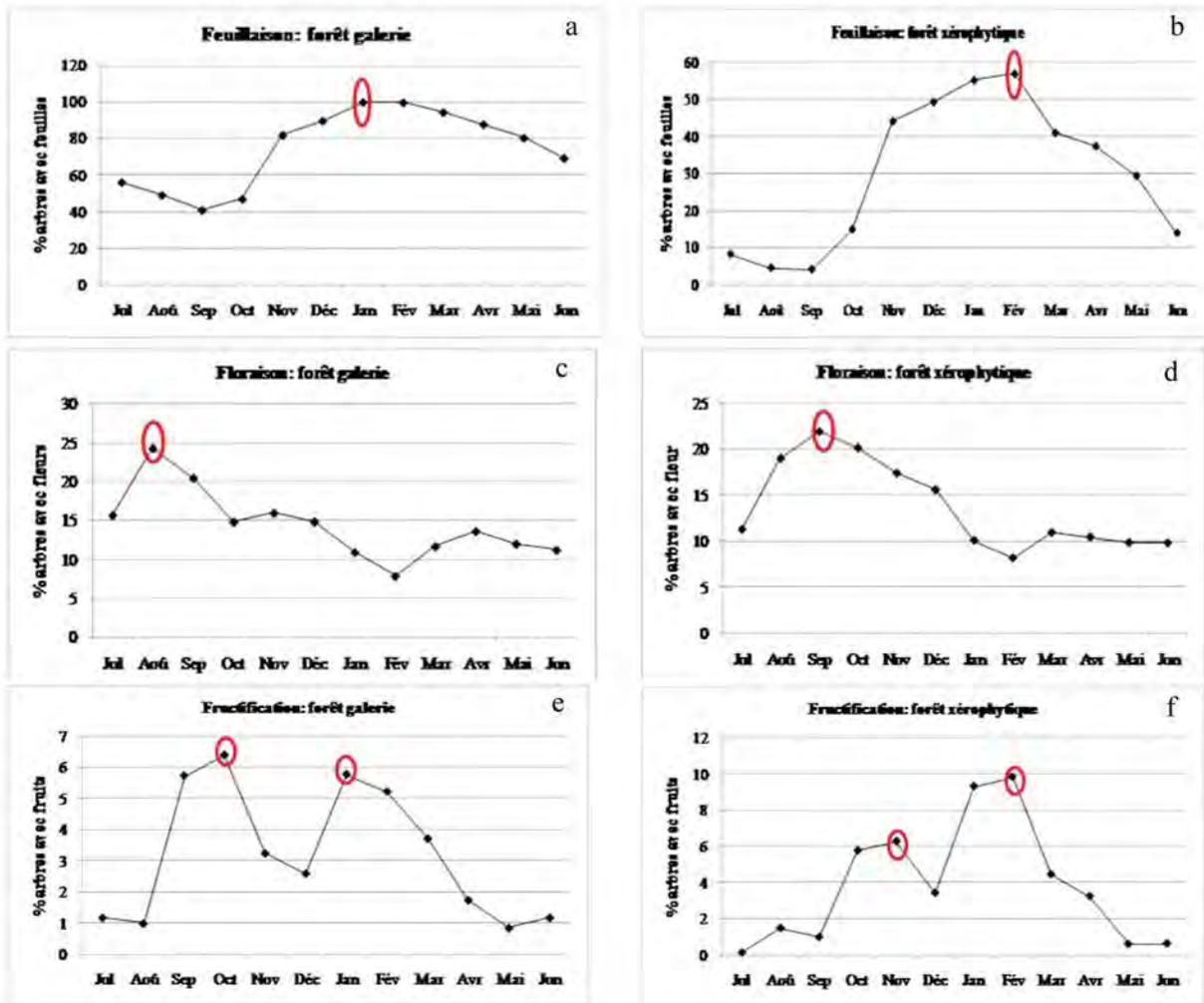


Figure 7. Pourcentage des arbres avec feuilles a) dans la forêt galerie et b) dans la forêt xérophytique; pourcentage des arbres avec fleurs c) dans la forêt galerie et d) dans la forêt xérophytique; pourcentage des arbres avec fruits e) dans la forêt galerie et f) dans la forêt xérophytique entre janvier 2005 et mars 2011.

galerie contre les mois de novembre et de février pour la forêt xérophytique (Figures 7e et 7f). Le nombre d'arbres avec fruits est alors maximal deux fois par année, juste avant la saison humide et en pleine saison humide. Elle est en retard d'environ un mois pour la forêt xérophytique par rapport à la forêt galerie.

Influence des précipitations et températures sur la phénologie

Les feuilles apparaissent quand les précipitations augmentent. En effet, 94% de l'augmentation du nombre d'individus avec feuilles dans la forêt xérophytique sont liés à l'augmentation des précipitations. Cette valeur n'est que de l'ordre de 84% pour la forêt galerie (forêt galerie : $r_s = 0,84$; $n = 12$; $P < 0,05$; forêt xérophytique : $r_s = 0,94$; $n = 12$; $P < 0,05$). Les plantes se développent alors durant les périodes humides et répondent à une condition de sécheresse en perdant leurs feuilles. Elles réagiraient donc soit en retardant sa défeuillaison (allongeant la durée de feuillaison) lors des années humides soit en avançant celle-ci (diminuant la durée de feuillaison) en cas des années sèches.

Quand la température s'élève, le nombre d'individus ayant des feuilles augmente. Cependant, la liaison entre la température et l'apparition des feuilles n'est pas très intense car 67% seulement de l'augmentation du nombre d'individus avec feuilles sont liés à l'accroissement de la température pour la forêt galerie. Cette valeur est de l'ordre de 83% pour la forêt xérophytique (forêt galerie : $r_s = 0,67$; $n = 12$; $P < 0,05$; forêt xérophytique : $r_s = 0,83$; $n = 12$; $P < 0,05$). Les arbres émettent des feuilles durant la saison humide où la température est élevée par rapport à celle de la saison sèche. Ils perdent par contre leurs feuilles durant la saison sèche. Les plantes répondent donc au froid en perdant leurs feuilles.

Des individus avec fleurs peuvent être rencontrés toute l'année (Figures 7c et 7d). Cependant, aucune corrélation significative n'a été trouvée entre la floraison et les précipitations (forêt galerie : $r_s = -0,57$; $n = 12$; $P = 0,055$; forêt xérophytique : $r_s = -0,37$; $n = 12$; $P = 0,26$) ; entre la floraison et la température moyenne mensuelle (forêt galerie : $r_s = -0,26$; $n = 12$; $P = 0,42$; forêt xérophytique : $r_s = 0$; $n = 12$; $P = 1,0$). Ainsi, l'apparition des fleurs pourrait être liée à d'autres facteurs environnementaux ou des facteurs internes à l'espèce ou il y a un temps que mettent les plantes pour répondre au changement de son environnement. La fructification n'est pas influencée

par les précipitations dans la forêt galerie. Par contre, 83% de l'augmentation du nombre d'individus avec fruit dans la forêt xérophytique sont liés à l'augmentation des précipitations (forêt galerie : $r_s = 0,44$; $n = 12$; $P = 0,15$ / forêt xérophytique : $r_s = 0,83$; $n = 12$; $P < 0,05$). Les arbres ont ainsi besoin d'une certaine humidité pour pouvoir fructifier. Certains arbres tropicaux peuvent réduire les impacts négatifs de la saison sèche en utilisant les réserves en eau du sol (Miranda *et al.*, 2011). Ainsi, si les précipitations n'ont pas eu d'influence sur la fructification de la forêt galerie et ont eu pour la forêt xérophytique c'est que la forêt galerie pourrait récupérer l'humidité dont elle a besoin pour fructifier dans la nappe souterraine de la rivière Sakamena. L'arbre pourrait avancer ou retarder alors sa fructification suivant la disponibilité en eau pour combler ce besoin.

Les individus avec fruits sont nombreux quand la température augmente mais il faut noter que cette fructification n'aura pas lieu qu'après une humidité suffisante pour se fructifier. Or 60% seulement de l'augmentation du nombre d'individus avec fruits dans la forêt galerie sont expliqués par l'augmentation de la température. Cette valeur est de l'ordre de 83% pour la forêt xérophytique (forêt galerie : $r_s = 0,60$; $n = 12$; $P < 0,05$; forêt xérophytique : $r_s = 0,83$; $n = 12$; $P < 0,05$). Ce qui explique qu'un individu aurait besoin d'une certaine chaleur pour provoquer la fructification. Il pourrait avancer ou reculer sa période de fructification en fonction de cette température optimale.

Discussion

La pluviométrie dans notre zone d'étude n'a pas montré de la tendance vers un changement de 1929-1995 et de 1999-2010, elle présente une variabilité interannuelle. Ce résultat est cohérent avec l'étude de Rabefitia & Andriamampianina (1999) confirmant que la tendance linéaire des précipitations totales restait stationnaire entre 1961-1990 à Toliara. Tadross *et al.* (2008) ont détectés une diminution des précipitations moyennes dans la région de Toliara et une augmentation de la durée de la période sèche durant l'hiver (juin-août) et le printemps (septembre-octobre-novembre) de 1961-2005. Or, aucune tendance significative pour aucune saison n'a été révélée par notre étude. Cela confirme que la pluviométrie est non seulement variable à l'échelle temporelle mais également à l'échelle spatiale. Hannah *et al.* (2008) ont avancé que le long de la côte Sud-est de Madagascar sera plus aride en 2050 tandis qu'ailleurs sera plus humide durant l'hiver (juillet-

septembre) et que les précipitations à Madagascar augmenteront durant l'été (janvier-avril). Ce qui suggère une variabilité temporelle (saison) et spatiale des précipitations. Une modération de la température a été par contre constatée. En effet, la température pendant la dernière décennie de Bezà Mahafaly tend à diminuer or les modèles climatiques de Tadross *et al.* (2008) prévoient une augmentation de 1,1 à 2,6°C des températures moyennes partout dans l'île avec un grand réchauffement dans le Sud (Hannah *et al.*, 2008). Cette orientation de la température pourrait être probablement une variabilité dans le temps ou dans l'espace de la température.

La feuillaison est influencée étroitement par les précipitations. Les phénomènes phénologiques varient dans le temps et dans l'espace, par rapport aux saisons et suivant l'état de chaque arbre (Newstrom *et al.*, 1994 ; Staggemeier & Morellato, 2011). La phénologie de la forêt de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly change dans le temps, dans différents types de végétations, à l'intérieur d'un type de végétation. Dans les forêts tropicales, la phénologie montre une liaison complexe avec les conditions de l'environnement telles la température, la précipitation, la longueur du jour, la durée d'insolation et la disponibilité en eau dans le sol (Reich & Borchert, 1984 ; Van Schaik *et al.*, 1993 ; Seghier *et al.*, 1995 ; Selwyn & Parthasarathy, 2006). Dans la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly, les feuilles se multiplient quand les précipitations augmentent. La défeuillaison est beaucoup plus précoce pour la forêt xérophytique que la forêt galerie. Cette dernière profiterait éventuellement de la réserve en nappe souterraine de la rivière Sakamena pour pouvoir garder un peu plus longtemps sa feuille. Selon Borchert *et al.* (2002), la phénologie des plantes est liée à la disponibilité en eau mais, Reich & Borchert (1984) et Loubry (1994) ont suggéré que la pluie pourrait être le facteur principal qui contrôle la feuillaison.

La présence des feuilles est conditionnée par l'humidité dans chaque type de végétation (Andriaharimalala *et al.*, 2012). Des pluies sont nécessaires pour induire le processus de feuillaison, quoique en quantités relativement peu importantes (Sorg & Rohner, 2002). Dans le Parc National de Tsimanampesotsa, la disponibilité en feuille est élevée durant la saison humide (décembre-mars) (Ratovomanana *et al.*, 2011). Les observations dans la présente étude se complètent avec ces observations, les arbres de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly émettent leur feuille durant la saison

humide (novembre-mars). Notre étude avançait que la température n'influencait que très faiblement la feuillaison. Les arbres perdent leurs feuilles quand la température s'abaisse mais les perdent totalement durant la fin de la saison sèche où la température s'accroît de nouveau. Malgré le rôle prépondérant de l'eau dans le processus de feuillaison, le rôle de la température ne peut être négligé. La simultanéité d'actions des facteurs ne permet pas d'attribuer à l'eau un rôle exclusif (Grouzis & Sicot, 1980), l'influence de la température et/ou du photopériodisme sur la phénologie a fait l'objet de divers travaux (Njoku, 1963 ; Jackson, 1966 ; Nizinski & Saugier, 1988 ; Specht & Yates, 1990 ; Andriaharimalala *et al.*, 2012). La précision des résultats de la présente étude aurait pu être améliorée en utilisant l'influence de l'évapotranspiration potentielle (ETP) qui est la combinaison des précipitations et des températures mais nécessitant la récolte des données hygrométriques, en considérant aussi l'influence du photopériodisme (longueur de la journée).

La floraison des arbres dans la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly est par hypothèse soit non influencée par les précipitations et les températures ce qui est confirmée dans la présente étude soit son temps de réponse aux précipitations ou aux températures n'est pas dans l'immédiat. La présence des fleurs n'est pas régulière à Bezà Mahafaly, le cycle de floraison peut se suspendre et reprend après une longue interruption (Rohner & Sorg, 1987). Parfois, la floraison est de très courte durée (Chapman *et al.*, 1999). Les résultats concernant l'influence de la température sur la floraison ont été conformes aux études d'Andriaharimalala *et al.* (2012), dans le Parc National d'Andohahela. A Kanyawara, dans le Parc National de Kibale en Ouganda, un pic de floraison est constaté après la plus longue durée d'insolation annuelle (Chapman *et al.*, 1999). L'étude de l'influence de la température sur la floraison aurait dû être orientée en considérant aussi les variations de la température au cours d'une saison ou d'un mois déterminé et la saison de floraison par espèce.

La fructification est maximale deux fois par an : à la fin de la saison sèche et en pleine saison humide (Ratovomanana *et al.*, 2011). Cette observation est cohérente avec celle de la présente étude. Dans la zone d'intervention de la présente étude, l'arbre a besoin d'atteindre éventuellement un certain niveau de température et de précipitations pour pouvoir déclencher la fructification. Une analyse par saison pourrait améliorer la précision de ces résultats. Chapman *et al.* (1999) ont trouvé que la fructification

des arbres dans le Parc National de Kibale est négativement corrélée avec la température minimale pour une saison déterminée.

Des hypothèses de vulnérabilité et d'adaptation des espèces à la variabilité climatique sont induites de la présente étude. Toutes les espèces présentant une grande variabilité interannuelle du début de feuillaison, de fin de feuillaison et de durée de feuillaison sont les espèces les plus vulnérables à la variabilité des précipitations. Autrement dit, plus la réponse de ces espèces aux variabilités de son environnement varie considérablement, plus ces espèces sont vulnérables. Par contre, les espèces présentant une faible variabilité interannuelle du début de feuillaison, de fin de feuillaison et de durée de feuillaison sont les espèces les plus adaptées à la variabilité climatique dans la zone d'étude. En d'autres termes, plus les espèces varient faiblement face à la variabilité climatique, plus elles s'adaptent à son milieu. Les espèces les plus vulnérables dans la présente étude sont dans l'ordre *Grewia* sp. et *Rhigozum madagascariense* pour la forêt galerie et *Uncarina grandidieri* et *Terminalia fatraea* pour la forêt xérophytique (Figures 6a et 6b). Or, la majorité de ces espèces sont des sources de nourriture importantes pour *Propithecus verreauxi* et *Lemur catta*. Ainsi, ces espèces animales sont aussi vulnérables à la variabilité des précipitations. Comme la liaison entre la feuillaison et les précipitations est plus significative pour la forêt xérophytique alors, les espèces aussi bien animales que végétales dans ce type de forêt sont plus vulnérables que celles de la forêt galerie. Les espèces les plus adaptées dans la région de Bezà Mahafaly sont *Tamarindus indica*, *Suregada chauvetiae* et *Commiphora aprevalii* pour la forêt galerie et *Pachypodium rutenbergianum*, *Phyllanthus decaryanus*, *Commiphora brevicalyx* et *Gyrocarpus americanus* pour la forêt xérophytique (Figures 6a et 6b).

Comme la phénologie, la feuillaison, en particulier, varie suivant les températures et surtout les précipitations. Ainsi, l'on pourrait suggérer que la phénologie pendant les périodes à tendances sèches (les déficits de 1929-1950, 1988-1992 et 1999-2005) se différencierait de celle durant les périodes à tendances humides (l'excédent de 1951-1987, 1993-1995 et 2006-2011). Autrement dit, la variabilité climatique induirait la variabilité phénologique. D'un côté, des hypothèses de retard de la date de feuillaison, d'avancée de la date de défeuillaison, de diminution de la durée de feuillaison ou d'allongement de la durée de défeuillaison, et de

réduction du nombre d'arbres feuillés concorderaient avec années sèches. Ces années sont alors des périodes à disponibilité restreinte des ressources alimentaires. Plus d'aliments sont disponibles durant la saison humide que durant la saison sèche (Bollen & Donati, 2005). De l'autre côté, les années d'excédent pluviométrique correspondrait probablement soit à un début de feuillaison précoce, soit à un début de défeuillaison tardif, soit à un allongement de la durée de feuillaison, soit à une augmentation du nombre d'arbres feuillés. Le décalage dans le temps de la feuillaison pourrait supprimer des espèces dépendant de la feuille pour sa survie. Et cela d'autant plus que si l'espèce en question ne dispose pas de moyen d'adaptation à la condition existante. *Propithecus verreauxi* a éprouvé une fertilité très réduite mais une mortalité modérée parmi les adultes suite à la sécheresse de 1991-1992 (Richard *et al.*, 2002 ; Lawler *et al.*, 2009).

Conclusion

La région de la présente étude est caractérisée par une forte variabilité climatique caractérisée par une variabilité interannuelle des précipitations et une modération de la température. Une hypothèse de variabilité interannuelle de la phénologie expliquée surtout par la variabilité des précipitations peut être soutenue. En une année, les espèces à feuilles décidues suivent un rythme saisonnier, feuilles abondantes en saison humide et absentes en saison sèche. La saison de floraison varie beaucoup suivant l'espèce et les arbres avec fruits abondent deux fois par an. Les arbres feuillés sont abondant quand les précipitations sont abondantes, la feuillaison n'est influée que faiblement par la température; la floraison n'est ni influencée par la température, ni par les précipitations ou elle l'est mais probablement non pas dans l'immédiat; après une bonne humidité, la production de fruit est élevée quand la température s'accroît.

La forêt galerie pourrait profiter éventuellement de l'eau de la nappe souterraine mais il faut noter que la pluie est le principal facteur expliquant la phénologie dans ce type de forêt. Il pourrait être suggéré que les arbres ne mobilisent les eaux souterraines que durant les périodes de stress hydrique et que les eaux de pluie influent la phénologie dans l'immédiat.

Les périodes de sécheresse ont entraîné et vont entraîner dans le futur une perturbation voire une dégradation de la forêt de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly et cela d'autant plus que cette sécheresse persiste en durée et en ampleur. Elles

pourraient alors compromettre la survie des plantes de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly, voire la Région Atsimo Andrefana elles même et risquer celle des espèces utilisant de la feuille comme nourriture. Le présent article relate une étude générale de la phénologie à Bezà Mahafaly mais des recherches ponctuelles sur la variabilité de la phénologie entre individus d'une même espèce et le temps de réponse des végétaux à son environnement sont parmi tant d'autres recherches qui peuvent être issues de la présente étude.

Remerciements

Nous adressons nos sincères remerciements à Jeannin Ranaivonasy pour ses appuis tout au long de ce travail, à l'équipe de l'UFR Ecologie et Biodiversité de l'ESSA/Forêts, notamment Mialy Razafimahefa et Rija Randriamialison pour leurs précieux concours à l'élaboration de la présente étude. Nous remercions vivement l'appui de Madagascar National Parks à Bezà Mahafaly dirigé par Andry Randrianandrasana. L'équipe de Suivi à Bezà Mahafaly nous a appuyé tout au long de cette étude en particulier Miandrisoa Razafindraibe, Elahavelo Efitroarana et Edouard Ramahatratra. Nous exprimons nos remerciements les plus chaleureux à la « Fondation Liz Claiborne et Art Ortenberg » et la « Fondation John D. et Catherine T. MacArthur » qui ont généreusement appuyé financièrement la présente étude. Nous remercions également Christopher Birkinshaw et Roger Edmond pour leurs critiques constructifs sur ce manuscrit.

Références bibliographiques

- Agnew, C. T. 2000.** Using the SPI to identify drought. *Drought Network News*, 12(1): 6-12.
- Andriaharimalala, T., Roger, E., Rajeriarison, C. & Ganzhorn, J. U. 2012.** Analyse structurale des différents types de formation végétale du Parc National d'Andohahela (Madagascar) comme habitat des animaux. *Malagasy Nature*, 6: 24-45.
- Bodian, A., Dacosta, H. & Dezetter, A. 2011.** Caractérisation spatio-temporelle du régime pluviométrique du haut bassin du fleuve Sénégal dans un contexte de variabilité climatique. *Physio-Géo*, 5: 107-124.
- Bollen, A. & Donati, G. 2005.** Phenology of the littoral forest of Sainte Luce, southeastern Madagascar. *Biotropica*, 31: 32-43.
- Borchert, R., Rivera, G. & Hagnauer, W. 2002.** Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*, 34: 27-39.
- Chapman, C. A., Wrangham, R. W., Chapman, L. J., Kennard, D. K. & Zann, A. E. 1999.** Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 189-211.
- Cornet, A. 1974.** *Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar*. Orstom, Paris.
- Delire, C., Noblet-Ducoudré, N., Sima, A. & Gouirand, I. 2011.** Vegetation dynamics enhancing long-term climate variability confirmed by two models. *Journal of Climate*, 24: 2238-2257.
- Gautier, L. & Goodman, S. M. 2003.** Introduction of the flora of Madagascar. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 229-250. The University of Chicago Press, Chicago.
- Goodman, S. M. 2008.** *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Goodman, S. M. & Benstead, J. P. 2005.** Updated estimates of biotic diversity and endemism for Madagascar. *Oryx*, 39: 73-77.
- Goodman, S. M. & Raselimanana, A. P. 2008.** Exploration et connaissance biologique des différents sites inventoriés. *Malagasy Nature*, 1: 31-45.
- Gordo, O. & Sanz, J. J. 2010.** Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology*, 16: 1082-1106.
- Grouzis, M. & Sicot, M. 1980.** Une méthode d'étude phénologique de population d'espèces ligneuses sahélienne : Influence de quelques facteurs écologiques. In *Les fourrages ligneux en Afrique : Etat actuel des connaissances*, ed. H. N. Le Houérou, pp. 231-237. International Livestock Centre for Africa, Addis-Abeba.
- Hannah, L., Dave, R., Lowry II, P. P., Andelman, S., Andrianarisata, M., Andriamaro, L., Cameron, A., Hijmans, R., Kremen, C., MacKinnon, J., Randrianasolo, H. H., Andriambololona, S., Razafimpahanana, A., Randriamahazo, H., Randrianarisoa, J., Razafinjatovo, P., Raxworthy, C., Schatz, G. E., Tadross, M. & Wilmé, L. 2008.** Climate change adaptation for conservation in Madagascar. *Biology Letters*, 4: 590-594.
- Hubert, P., Carbonnel, J. P. & Chauuche, A. 1989.** Segmentation des séries hydrométriques. Application à des séries de précipitations et de débits de l'Afrique de l'ouest. *Journal of Hydrology*, 110: 349-367.
- Jackson, M. T. 1966.** Effects of microclimate on spring flowering phenology. *Ecology*, 47: 407-415.
- Lawler, R., Caswell, H., Richard, A., Ratsirarson, J., Dewar, R. E. & Schwartz, M. 2009.** Demography of Verreaux's sifaka in a stochastic rainfall environment. *Oecologia*, 161: 491-504.
- Lebourgeois, F. & Godfroy, P. 2006.** Analyse de la variabilité spatiale et temporelle et du déterminisme climatique de la phénologie des peuplements du Réseau National de Suivi à Long Terme des Ecosystèmes Forestiers. Mémoire de DEA de Biologie Forestier, Université Henri Poincaré, Nancy.
- Lebourgeois, F., Differt, J., Granier, A., Breda, N. & Ulrich, E. 2002.** Premières observations phénologiques des peuplements du réseau national de suivi à long

- terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR). *Revue Forestière Française*, 54: 407-418.
- Lee, A. F. S. & Heghinian, S. M. 1977.** A shift of the mean level in a sequence of independent normal random variables-A Bayesian approach. *Technometrics*, 19: 503-50.
- Loubry, D. 1994.** La phénologie des arbres caducifoliés en forêt guyanaise (5° de latitude nord) : Illustration d'un déterminisme à composantes endogène et exogène. *Canadian Journal of Botany*, 72: 1843-1857.
- Lubes-Niel, H., Masson, J. M., Paturel, J. E. & Servat, E. 1998.** Variabilité climatique et statistiques. Etude par simulation de la puissance et de la robustesse de quelques tests utilisés pour vérifier l'homogénéité de chroniques. *Revue des Sciences de l'Eau*, 11: 383-408.
- Menzel, A. 2002.** Phenology: Its importance to the global change community: An editorial comment. *Climate Change*, 54: 379-385.
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavska, O., Briede, A., Chmielewski, F. M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, A., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Mage, F., Mestre, A., Nordli, O., Penuelas, J., Pirinen, P., Remisova, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A. J. H., Wielgolaski, F.-E., Zach, S. & Züst, A. 2006.** European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12: 1969-1976.
- Miranda, L. P., Vitória, A. P. & Funch, L. S. 2011.** Leaf phenology and water potential of five arboreal species in gallery and montane forests in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Environmental and Experimental Botany*, 70: 143-150.
- Mittermeier, R. A., Brooks, T., Fonseca, G. & Brito, D. 2007.** Les pays de mégadiversité. In *Regards sur la terre 2008*, eds. P. Jacquet & L. Tubiana, pp. 153-154. Presses de Sciences Po « Annuels », Paris.
- Morin, X., Lechowicz, M. J., Augspurger, C., O'Keefe, J., Viner, D. & Chuine, I. 2009.** Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology*, 15: 961-975.
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W. & Baker, H. G. 1994.** A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva. Costa Rica. *Biotropica*, 26: 141-159.
- Nizinski, J. J. & Saugier, B. 1988.** A model of leaf budding and development for a mature *Quercus* forest. *Journal of Applied Ecology*, 25: 643-652.
- Njoku, E. 1963.** Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria I. Observations on mature trees. *Journal of Ecology*, 51: 617-624.
- Paturel, J.-E., Servat, E. & Delatt, M. O. 1998.** Analyse de séries pluviométriques de longue durée en Afrique de l'Ouest et Centrale non sahélienne dans un contexte de variabilité climatique. *Journal des Sciences Hydrologiques*, 43: 937-946.
- Pettitt, A. N. 1979.** A non-parametric approach to the change-point problem. *Applied Statistics*, 28(2): 126-135.
- Rabefitia, Z. & Andriamampianina, C. 1999.** Tendances des températures et précipitations annuelles à Madagascar de 1961 à 1990. MADA-GEO n°4.
- Rasamimanana, N. 2011.** Influence de la variabilité climatique sur la phénologie de la forêt de la Réserve Spéciale de Bezà Mahafaly. Mémoire de fin d'études. ESSA-Forêts, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Ratovomanana, R. Y., Rajeriarison, C., Roger, E. & Ganzhorn J. U. 2011.** Phenology of different vegetation types in Tsimanampetsotsa National Park, south-western Madagascar. *Malagasy Nature*, 5: 14-38.
- Ratsirarson, J. 2003.** Réserve Spéciale de Beza Mahafaly. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1520-1525. The University of Chicago Press, Chicago.
- Ratsirarson, J. 2008.** La Réserve Spéciale de Beza Mahafaly. In *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 615-626. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Ratsirarson, J., Randrianarisoa, A. J., Ellis, E., Emady, R. J., Efitroarany, Ranaivonasy, J., Razanajaonarivalona, E. H. & Richard, A. F. 2001.** Bezà Mahafaly: Ecologie et réalités socio-économiques. *Recherche pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, 18: 1-104.
- Reich, P. B. & Borchert, R. 1984.** Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72: 61-74.
- Richard, A. F., Dewar, R. E., Schwartz, M. & Ratsirarson, J. 2002.** Life in the slow lane, demography and life histories of male and female sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*). *Journal of Zoology*, 256: 421-436.
- Rohner, U. & Sorg, J.-P. 1987.** Observation phénologique en forêt dense sèche. Fiche technique N° 13. Tome 2. *Centre de Formation Professionnelle Forestière, Morondava*.
- Seghieri, J., Floret, C. & Pontanier, R. 1995.** Plant phenology in relation to water availability: Herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 237-254.
- Selwyn, M. A. & Parthasarathy, N. 2006.** Reproductive traits and phenology of plants in tropical dry evergreen forest on the Coromandel coast of India. *Biodiversity and Conservation*, 15: 3207-3234.
- Sorg, J.-P. & Rohner, U. 2002.** Cycles phénologiques des arbres de la forêt dense sèche dans la région de Marofandilia/Morondava. Eidgenössische Technische Hochschule, Zürich.
- Specht, R. L. & Yates, D. J. 1990.** Climatic control of structure and phenology of foliage shoots in dicotyledonous overstorey and understorey strata of subtropical plant communities in southeast Queensland. *Acta Oecologica*, 11: 215-233.
- Staggemeier, V. G. & Morellato, L. P. C. 2010.** Reproductive phenology of coastal plain Atlantic forest

vegetation: Comparisons from seashore to foothills. *International Journal of Biometeorology*, 55: 843-854.

Sussman, R. W, Richard, A. F., Ratsirarson, J., Sauther, M. L., Brockman, D. K., Gould, L., Lawler, R. & Cuozzo, F.P. 2012. Beza Mahafaly Special Reserve: Long term research on lemurs in southwestern Madagascar. In *Long-term field studies of primates*, eds. P. M. Kappeler & D. P. Watts, pp 45-66. Springer-Verlag, Berlin.

Tadross, M., Randriamarolaza, L., Rabefitia, Z. & Zheng, K. Y. 2008. Climate change in Madagascar, recent past and future. World Bank, Washington, D.C.

Van Schaik, C. P., Terborgh, J. W. & Wright, S. J. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 353-377.

Wu, H., Hayes, M. J., Wilhite, D. A. & Svoboda, M. D. 2005. The effect of the length of record on the standardized precipitation index calculation. *International Journal of Climatology*, 25: 505–520.